中国红蒴真藓复合群和一个新记录种

刘永英[1*]，牛俊英[1]，唐启明[2]，何文钏[3]，韦玉梅[2]

（1. 焦作师范高等专科学校 生物系，中国 河南 焦作 454001；2. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室，广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所，中国 广西 桂林 541006；3. 新加坡植物园，国家公园局，新加坡 259569）

摘　要：该研究以经典分类学方法探讨了中国红蒴真藓复合群（*Bryum atrovirens* Brid. complex），重点关注根生芽胞特征在分类中的价值。以期厘清中国红蒴真藓复合群的特征和物种组成；明确各物种之间的分类界限和地理分布。结果表明：（1）中国该复合群共有9种，即毛状真藓（*B. apiculatum* Schwägr.）、红蒴真藓（*B. atrovirens* Brid.）、瘤根真藓（*B. bornholmense* Wink. & R. Ruthe）、棒槌真藓[*B. clavatum* (Schimp.) Müll. Hal.]、球根真藓（*B. radiculosum* Brid.）、齿缘真藓（*B. rubens* Mitt.）、沙氏真藓（*B. sauteri* Bruch & Schimp.）、星形真藓（*B. stellituber* Arts）和土生真藓（*B. tuberosum* Mohamed & Damanhuri），其中，星形真藓为中国新分布种，首次观察到该种的孢子体以及红蒴真藓和齿缘真藓的中国标本产生根生芽胞。（2）该类群是适应临时环境的短命植物，主要通过根生芽胞进行无性繁殖，最主要的识别特征是芽胞的位置、颜色、形状、大小、细胞壁厚度和外层细胞是否突起及其程度等。（3）明确了每种的地理分布。综上，可根据根生芽胞的形态特征快速进行中国红蒴真藓复合群分类鉴定，新记录种的发现丰富了中国藓类植物新资料。

关键词：星形真藓，根生芽胞，真藓属，新记录，分类

中图分类号：Q949.35　　　　　**文献标志码：** A

Bryum atrovirens Brid. complex (Bryaceae, Bryophyta) of China, including a new species record

LIU Yongying[1*], NIU Junying[1], TANG Qiming, HO Boon-Chuan, WEI Yumei[2]

(1. *Department of Biology, Jiaozuo Normal College*, Jiaozuo 454001, Henan, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin, 541006, Guangxi, China; 3. *Singapore Botanic Gardens, National Parks Board*, Singapore 259569, Republic of Singapore)

Abstract: The *Bryum atrovirens* Brid. complex in China was critically revised based on morphological evidence, with a focus on the tubers. The aim of the study is to clarify the morphological delimitation, and geographical distribution for each recognized species of this complex in China. The results show that: (1) nine species are recognized for the complex in China, namely *B. apiculatum* Schwägr., *B. atrovirens* Brid., *B. bornholmense* Wink. & R. Ruthe, *B. clavatum* (Schimp.) Müll. Hal., *B. radiculosum* Brid., *B. rubens* Mitt., *B. sauteri* Bruch & Schimp., *B. stellituber* Arts and *B. tuberosum* Mohamed & Damanhuri. *B. stellituber* represents a new record for China, whereas sporophytes are for the first time recorded in two populations of the new record, and the rhizoidal tubers of *B. atrovirens* and *B. rubens* are first documented from Chinese material. (2) Species of the *B. atrovirens* Brid. complex are ‘ephemeral’ colonists adapted

---

基金项目：国家自然科学基金(32060050，31960045)；广西自然科学基金（2020GXNSFBA297044）；河南省高等学校重点科研项目（21B180008）；焦作师范高等专科学校高层次科研培育项目（GPY2020-02）。

第一作者：刘永英(1969－)，博士，教授，主要从事苔藓植物学研究，（E-mail）jzbotany@163.com。

*通信作者

to the exploitation of short-lived habitat gaps. Asexual reproduction by means of tubers was observed to be common and numerous. Identification of species within the complex relies heavily on the tuber characteristics, including its distribution (along short or long rhizoids, clustered or not), color, shape, size, cell wall thickness, presence of surface protuberance, and degree of protuberance when present. (3) The distribution at global and Chinese provincial levels for each species is summarized. An identification key to species of the *B. atrovirens* Brid. complex in China is presented. In conclusion, the species identification of the *B. atrovirens* Brid. complex can be rapidly accomplished based on the morphological characteristics exhibited by the tuber. The species newly record adds data for the moss in China.

Key words: *Bryum stellituber* Arts, tubers, *Bryum*, new record, taxonomy

全世界现已知真藓属植物有 440 种（Frey & Stech，2009），广泛分布于世界各地，常见于丘陵、山地、林缘和路旁，甚至受人类周期性扰动的耕地，配子体形态特征变异幅度较大，是藓类植物中较难鉴定的类群之一。具有根生芽胞的多个真藓属物种曾被认为是一个物种——红蒴真藓（*Bryum erythrocarpum* Schwägr., nom. illeg.=*B. atrovirens* Brid.）（Dixon，1924）。后来，Crundwell 和 Nyholm（1964）认识到依据这些物种多变的叶片形态、中肋长度和孢蒴形态等很难分类，而其芽胞特征更具有分类价值，并提出了一个非正式的分类单位名称——红蒴真藓复合群（*B. erythrocarpum* Schwägr. complex=*B. atrovirens* Brid. complex），包括红蒴真藓及其近缘物种，如沙氏真藓（*B. sauteri* Bruch & Schimp.）等，最明显的识别特征是假根上产生芽胞。一些学者基于形态学特征对真藓属进行属下分类，将具有假根生芽胞的多数物种置于毛状真藓组（Sect. *Apalodictyon* Müll. Hal.）或毛状真藓亚组[Subsect. *Apalodictyon* (Müll. Hal.) Podp.]（Ochi，1992；Smith，2004；赵建成和刘永英，2021），或红蒴真藓组[Sect. *Erythrocarpa* (Kindb.) J.J. Amann]（Spence & Ramsay；1999）。Spence 和 Ramsay（2005）提出了 *Gemmabryum* J.R. Spence & H.P. Ramsay 属，其中包括了红蒴真藓复合群多数种和其他产生有根生芽胞或叶腋处有球形芽胞以及有其他相似配子体特征的真藓属物种。Ochyra 等（2018）提出如果接受具有根生芽胞的种都是一个属，应该使用一个更老的属名 *Osculatia* De Not.。然而，基于分子数据的系统发育研究表明，这些规律性产生芽胞的物种并不是一个单系类群（Holyoak & Pedersen，2007；Pedersen et al.，2007），所以，多数学者既不承认 *Gemmabryum* 属或 *Osculatia* 属的有效性，也不做真藓属属下单位的划分（贾渝和何思，2013；Hodgetts et al.，2020；Holyoak，2021；Blockeel et al.，2021；Canestraro & Peralta，2022；Spence，2022）。由于迄今为止的分子研究工作没能提供真藓属及其近缘类群分类的明确结果（Shaw，2014），本文采用广义真藓属概念，即仅以 *Bryum* 为属名。虽然，红蒴真藓复合群不是一个自然分类群，但芽胞作为分类特征，可快速准确鉴定物种，所以，被广泛应用于真藓属的分类中（Arts，1997；Hugonnot，2013；Holyoak，2021；Nair et al.，2022）。类似的分类单位还有比拉真藓复合群（*B. billarderii* Schwägr. complex）、细叶真藓复合群（*B. capillare* Hedw. complex）和双色真藓复合群（*B. bicolor* Dicks. complex）等被应用于真藓属分类研究中（Syed，1973；Mohamed，1979；Vanderpoorten & Zartman，2002）。

现已知中国真藓属植物 56 种（含种下分类单位）（黎兴江，2006；贾渝和何思，2013；Liu et al.，2021；刘永英等，2022，2023），近半数的物种可产生芽胞进行无性繁殖（Liu et al.，2020）。本研究旨在：（1）探讨中国红蒴真藓复合群的特征和物种组成；（2）明确各物种之间的分类界限；（3）明确该类群在中国的生态和地理分布。

1 材料与方法

实验材料为中国分布的 174 份红蒴真藓复合群标本，凭证标本存放于焦作师范高等专科学校植物标本馆（JZNC）和广西植物标本馆（IBK），部分标本借阅于中国科学院植物研究所标本馆（PE）、中国科学院沈阳应用生态所标本馆（IFP）、中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）、新疆大学植物标本馆（XJU）、河北师范大学植物标本馆（HBNU）、中国农业大学植物标本馆（BAU）、杭州师范大学植物标本馆（HTC）和内蒙古师范大学植物标本馆（IMNU）等。利用解剖镜（Motic SZ45）和光学显微镜（Olympus BX51）及其图像采集及分析系统（Olympus SC180）进行显微观察、测量、拍照和分析。重点关注根生芽胞的特征：大小、形态、颜色、在植株上的着生位置、细胞壁的厚度和细胞突起程度在分类中的价值。

2 结果与分析

参照文献中欧洲、澳洲等其他地区红蒴真藓复合群的形态特征和物种组成范畴（Crundwell & Nyholm，1964；Spence & Ramsay，1999；Smith，2004；Erzberger & Schröder，2013），基于对中国分布物种的形态特征研究，结果显示中国该复合群共有 9 种，分别是：毛状真藓（*B. apiculatum* Schwägr.）、红蒴真藓、瘤根真藓（*B. bornholmense* Wink. & R. Ruthe）、棒槌真藓[*B. clavatum* (Schimp.) Müll. Hal.]、球根真藓（*B. radiculosum* Brid.）、齿缘真藓（*B. rubens* Mitt.）、沙氏真藓、星形真藓（*B. stellituber* Arts）和土生真藓（*B. tuberosum* Mohamed & Damanhuri），其中，采自中国广西乐业县的星形真藓为中国新分布种，并首次观察到孢子体。以往的中国文献中未曾提及红蒴真藓和齿缘真藓产生根生芽胞（黎兴江，2006；左倩孺和徐杰，2021）。首次在中国分布的标本中观察到芽胞，通过芽胞这一标志性特征进一步确认了两物种在中国的分布。

红蒴真藓复合群的主要特征：植株矮小，高3~15 mm。叶卵状披针形至披针形，湿时直立或直立伸展，干时稍皱缩；叶边缘上部常有细锯齿，下部背卷，有分化边或无；中肋基部微红色；叶中上部细胞长菱形至长六边形，向基部变短而宽，长方形至方形。假根上常有芽胞。雌雄异株。孢蒴圆柱形至卵形，平列至下垂，黄褐色至红色；蒴盖圆锥形，钝尖至有短喙；蒴齿发育完全，内齿层齿条有大穿孔，基膜超过蒴齿长度的一半，齿毛有附片。

中国红蒴真藓复合群分种检索表

Key to the species of *Brum atrovirens* Brid. complex in China

1\. 假根生芽胞梨形，扁平，大量，生于假根短分枝上..9. 土生真藓

Rhizoidal tubers pyriform, flattened, abundant on short branches of the main rhizoids.. 9. *B. tuberosum*

1\. 假根生芽胞球形或梨形，不扁平，大量或稀少，生于假根短分枝或长假根顶端............ 2

Rhizoidal tubers spherical or pyriform, not flattened, abundant or scattered on short branches or long main rhizoids...2

2\. 组成芽胞的表面细胞凸起，细胞厚壁，红棕色...3

Surface cells of tuber protuberant, thick-walled, reddish-brown...3

2\. 组成芽胞的表面细胞不凸起，细胞薄壁或稍厚壁，黄棕色至红棕色............................... 5

Surface cells of tuber smooth, thin-walled or slightly thick-walled, yellowish-brown to reddish-brown.. 5

3\. 芽胞的表面细胞锥形高凸起，芽胞星形..1. 星形真藓

Surface cells of tuber conical, strongly protruded; tubers stellate...................... 1. *B. stellituber*

3\. 组成芽胞的表面细胞圆弧状稍凸起，芽胞球形...4

Surface cells of tuber curved, weakly to moderately protruded; tubers globose.......................4

4\. 芽胞直径很少超过 250 μm，在假根短分枝上大量簇生或长枝上单生，叶腋处常有芽胞..

.... 7. 齿缘真藓

Tubers rarely exceeds 250 μm in diameter, abundant on short branches or single on long rhizoids; often bearing axillary gemmae...7. *B. rubens*

4. 芽胞直径常超过 250 μm，稀少生于假根短分枝上，无叶腋生........................4. 瘤根真藓

Diameter of tubers often exceeds 250 μm, scattered on short branches of main rhizoids; axillary gemmae absent...4. *B. bornholmens*

5. 芽胞较大，直径常超过 120 μm，圆球形、卵形或梨形，细胞薄壁，黄棕色................. 6

Tubers larger, mostly over 120 μm in diameter, spheroidal, ovoid or pyriform, thin-walled, yellowish-brown... 6

5. 芽胞较小，直径常不超过 120 μm，梨形或短棒状，细胞薄壁或稍厚壁，黄棕色至红棕色 7

Tubers smaller, mostly under 120 μm in diameter, pyriform or short-claviform, thin-walled or slightly thick-walled, yellowish-brown to reddish-brown.. 7

6. 叶无分化边，中肋常长出；芽胞圆球形..6. 球根真藓

Leaf border not differentiated, costa long-excurrent; tubers spherical........... 6. *B. radiculosum*

6. 叶有分化边，中肋常短出；芽胞卵形或梨形，偶见球形................................ 3. 红蒴真藓

Leaf border differentiated, costa short-excurrent; tubers ovoid, occasionally spherical............. ....3. *B. atrovirens*

7. 叶有分化边；芽胞短棒状，细胞稍厚壁，黄棕色..5. 棒槌真藓

Leaf border differentiated; tubers short-claviform, slightly thick-walled, yellowish-brown....... .... 5. *B. calvatum*

7. 叶无分化边；芽胞梨形或不规则球形，细胞薄壁或稍厚壁，黄棕色至红棕色................ 8

Leaf border not differentiated; tubers pyriform, thin-walled or slightly thick-walled, yellowish-brown to reddish-brown... 8

8. 叶狭长圆形至椭圆状披针形，明显龙骨状内凹，中肋贯顶，但不突出；芽胞大量生于假根短枝上，偶见于长枝，细胞薄壁...2.毛状真藓

Leaves narrowly oblong to elliptic-lanceolate, distinctly keeled and concave, costa percurrent; tubers abundant on short rhizoid branches, rarely on long ones, thin-walled..........2. *B. apiculatum*

8. 叶卵状披针形，平展，中肋贯顶，短出或呈芒状；芽胞大量生于假根短枝上，细胞稍厚壁... 8. 沙氏真藓

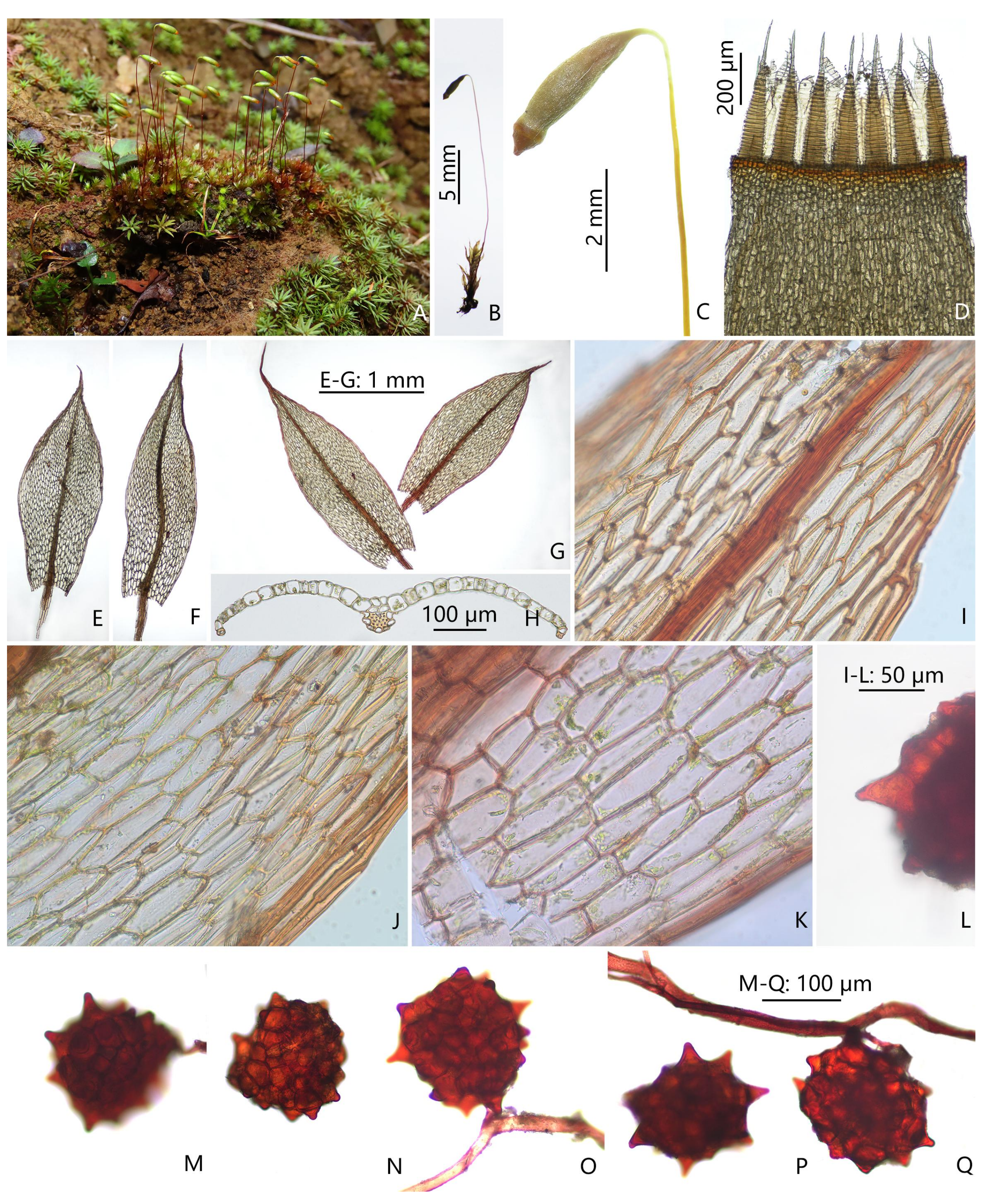
Leaves ovate-lanceolate, flat, costa percurrent, shortly excurrent or aristate; tubers abundant on short branches of main rhizoids, slightly thick-walled...8. *B. sauteri*

2.1 星形真藓（新拟，图版 I）

Bryum stellituber Arts, J. Bryol. 19: 453, f. 1–2. 1997.

植株疏松丛集或单株着生，淡绿色，常带红色（图版 I：A），老时红褐色，叶在茎上均匀着生或在茎顶聚集。假根浅棕色至棕色，有细疣（图版 I：Q）。茎高约 8 mm，常分枝。叶湿时直立伸展，干时不明显皱缩；茎上部叶较大，(2.6~2.9) mm× (0.6~0.8) mm，下部叶较小，（1.5）(1.9~2.2) mm× (0.6~0.7) mm，披针形，平展或稍微内凹，叶尖渐尖，叶基狭缩，不下延，叶缘中上部平展，下部稍背卷（图版 I：I~K），上部常有细锯齿，中下部全缘（图版 I：I~J）；有明显分化边，由 1~2 列狭长的厚壁细胞组成，黄褐色（图版 I：I~K）；叶上部细胞长菱形至长六边形，薄壁，（92.3）(46.2~79.8) μm×（11.2）12.1~16.9 μm，中部细胞较上部细胞大，薄壁，(47.6~94.3) μm×（12.9）15.3~21.7 μm（图版 I：I~J），基部细胞长方形，薄壁，(43.9~94.8) μm×（17.0）19.1~25.1（30.1） μm（图版 I：K）；中肋褐色

至红褐色，贯顶至短出，基部宽 66.4~92.4 μm，横切面无主细胞，仅有背面厚壁细胞束（图版 I：H）。红色至红棕色的圆球形芽胞大量或零星着生于假根上，直径（95）145~205 μm，表面部分细胞向外延伸为高低不等的疣突，锥形疣突可高出芽胞表面 37.6 μm，顶端常圆钝（图版 I：L~Q）。雌雄异株。蒴柄长 2.1~2.9 cm，细弱，直立，黄棕色（图版 I：C）。孢蒴平列至倾垂，圆柱形，长 3~4 mm，黄棕色，台部短，较壶部狭，蒴口较蒴壶稍狭缩，淡棕色至深棕色；蒴口处的外壁细胞椭圆形，近口部的 2~3 行细胞小而横向伸长，其后是 4~5 行短细胞，下方的细胞纵向成行排列（图版 I：C~D ）。蒴盖圆锥形，有钝尖，红色或红棕色（图版 I：C）；外齿层齿片锥形，渐尖，外侧表面有疣，下部约 2/3 黄棕色，上部 1/3 狭缩，透明；内齿层表面光滑至稍有细疣，浅黄色，透明，基膜高约为外蒴齿高度的 1/2，齿条宽三角状，龙骨脊处形成宽穿孔，齿毛发育完整，2~3 条，具长节瘤或附片（图版 I：D)。孢子直径 15~19 μm，表面分布粗疣。



A. 群落；**B**. 植株；**C**. 孢蒴；**D**. 蒴口；**E~G**. 叶；**H**. 叶横切；**I**. 叶上部细胞；**J**. 叶中部细胞；**K**. 叶基部细胞；**L**. 锥形疣突；**M~Q**. 芽胞。（凭证标本：唐启明等 20201108-217）

A. Population; **B**. Plant; **C**. Capsule; **D**. Peristome; **E-G**. Leaves; **H**. Cross-section of the leaf; **I.** Upper leaf cells; J. Medial leaf cells; **K**. Basel leaf cells; **L**. Conical projecting outer cells; **M-Q**. Tubers. (Voucher specimen: *Tang QM et al. 20201108-217*)

图版I 星形真藓

PlateI *Bryum stellituber* Arts

特殊的芽胞形态使得星状真藓易于与真藓属其他物种区分。虽然牙买加真藓（*Bryum jamaicense* Syed）的芽胞具有类似突出的外部细胞（Syed，1973），但该种与细叶真藓（*B. capillare* Hedw.）近缘（Arts，1997），叶卵形至匙形，具有较宽的分化边（2~4 列细胞 vs. 1~2 列细胞），芽胞明显较大，直径(190~250) μm vs.（95）145~205 μm。

中国分布：在广西乐业县两地采集的标本为中国首次分布记录。

其他分布：此前世界分布记录仅有模式标本产地——印度北方邦（Arts，1997）。

2.2 毛状真藓（图II : A）

Bryum apiculatum Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1(2): 102, t. 72[top]. 1816.

——*Gemmabryum apiculatum* (Schwägr.) J.R. Spence & H.P. Ramsay, Phytologia 87(2): 65. 2005.

——*Osculatia apiculata* (Schwägr.) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat. 67(1): 75. 2018.

植株黄绿色，常带微红色。叶狭长圆形至椭圆状披针形，明显呈龙骨状内凹，无分化边，中肋贯顶。大量芽胞散生于假根短分枝顶端，偶见于长假根上，梨形或不规则球形，(59~132) μm× 48~129 μm，黄棕色至红棕色，表面细胞无明显突起，细胞薄壁，等径。

该种与沙氏真藓的芽胞形态相似，但前者的芽胞稍大，较大的长度超过 100 μm，叶片明显呈龙骨状内凹，中肋及顶；而后者的芽胞稍小，最大的长度不超过 90 μm，叶平展，中肋短出或呈芒状。

中国分布：福建、广西、河北、河南、新疆、云南、青海、四川、西藏和浙江等多省区有分布（赵建成和刘永英，2021）。

其他分布：毛状真藓广泛分布于热带和亚热带地区，美洲（美国、巴西、危地马拉、洪都拉斯、尼加拉瓜、哥斯达黎加、巴拿马和墨西哥）（Ochi，1994；Allen，2002；Spence，2014；Canestraro & Peralta，2022）、非洲（埃及、布基纳法索、中非共和国、喀麦隆、佛得角、埃塞俄比亚、加蓬、加纳、几内亚、肯尼亚、利比里亚、莱索托、毛里求斯、马达加斯加、莫桑比克、纳米比亚、尼日利亚、毛里求斯、南非、塞舌尔、塞拉利昂、坦桑尼亚、多哥、乌干达、刚果和赞比亚）（O'Shea，2006）、南亚和东南亚（印度、尼泊尔、斯里兰卡、印度尼西亚、马来西亚、孟加拉国、泰国、柬埔寨、缅甸、越南、菲律宾和新加坡）（Koponen & Norris，1984；Tan & Iwatsuki，1991，1993；Touw，1992；Ros et al，1999；O'Shea，2002，2003；Allen，2002；Pradhan & Joshi，2008；Yong et al.，2013）、澳洲（澳大利亚）、大洋洲（新西兰）和欧洲（英国）（Holyoak，2009）。

2.3 红蒴真藓（图II : B）

Bryum atrovirens Brid., Muscol. Recent. 2(3): 48. 1803.

——*B. erythrocarpum* Schwägr., Sp. Musc. Frond., Suppl. 1 (2): 100. 1816, nom. illeg.

——*B. microerythrocarpum* Müll. Hal. & Kindb. in Macoun, Cat. Canad. Pl., Musci 124. 1892.

叶在茎上均匀排列，卵状披针形，分化边由 1~2 列长细胞组成，中肋贯顶至短出。孢蒴圆柱状，黄褐色。芽胞生于假根短分枝上，稀少，卵形或梨形，偶见球形，(135~258) μm× 109~189 μm，黄棕色，表面细胞无明显突起，细胞薄壁。

该种与球根真藓的芽胞相似，但后者圆球形，较小（φ=120~190 μm）。球根真藓的叶无分化边、中肋长出，与该种的叶有分化边、中肋短出易于区别。

Crundwell 和 Nyholm（1964）曾将 *Bryum erythrocarpum* 作为 *B. microerythrocarpum* Müll. Hal. & Kindb. 的异名对该种的形态特征和地理分布进行讨论，配子体和芽胞特征与 *B. atrovirens* 的完全一致。由于 *B. erythrocarpum* 不合法，且学名 *B. atrovirens*（1803）早于 *B. microerythrocarpum*（1892），所以，该文中的物种应是 *B. atrovirens*。

中国分布：河南、新疆、山东、江苏、浙江、西藏、香港、台湾、广西、江西、贵州、甘肃、河北、湖北、四川和澳门（魏倩倩等，2018）。

其他分布： 亚洲（巴基斯坦、缅甸、越南、印度和日本）(Bansal & Nath，2013；Suzuki，2016)、非洲（埃及）、欧洲（英国、挪威、瑞典、丹麦、德国、荷兰、比利时、法国、瑞士、奥地利和波兰）、美洲（加拿大和美国）和大洋洲（新西兰）（Crundwell & Nyholm，1964 as *Bryum microerythrocarpum* Müll. Hal. & Kindb.；Ros et al.， 1999）。

2.4 瘤根真藓（图 II : C）

Bryum bornholmense Wink. & R. Ruthe, Hedwigia 38(Beibl. 3): 120. 1899.

——*Ptychostomum bornholmense* (Wink. & R. Ruthe) Holyoak & N. Pedersen, J. Bryol. 29: 119. 2007.

——*Osculatia bornholmensis* (Wink. & R. Ruthe) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat. 67(1): 75. 2018.

叶常在茎上均匀排列，卵形或卵状披针形，分化边由 2~3 列长细胞组成，中肋突出呈芒尖。芽胞生于茎基部的假根短分枝上，稀少，球形，φ=180~390 μm，红棕色，表面细胞稍微凸起，细胞厚壁。

该种与齿缘真藓的配子体相似，两种的芽胞比红蒴真藓复合群其他物种的大。区别是瘤根真藓的芽胞较大、颜色较深、表面细胞不明显凸起，且仅生于假根上，齿缘真藓的芽胞相对小（153~291 μm），鲜红色至红棕色，表面细胞明显彭起，除假根外，茎上叶腋处也常有芽胞。

中国分布：河北、河南、四川、山东、江苏、浙江、广西和新疆。

其他分布：欧洲多国（英国、挪威、瑞典、丹麦、匈牙利和法国）及美洲（美国和墨西哥）（Anderson et al.，1990；Crundwell & Whitehouse，2001；Smith，2004；Papp et al.，2010；Holyoak，2021）。

2.5 棒槌真藓（图 II : D）

Bryum clavatum (Schimp.) Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 1: 292. 1848.

——*Gemmabryum clavatum* (Schimp.) J.R. Spence & H.P. Ramsay, Phytologia 87(2): 66. 2005.

——*Osculatia clavatum* (Schimp.) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat., 67(1): 75. 2018.

植株有光泽，微红色。狭长圆形至披针形，分化边明显，中肋短出，叶中上部细胞狭长菱形至狭六边形。芽胞常单生于假根顶端，偶见 2 个聚集于短分枝上，稀少，棒槌形，84~127 × 73~98 μm，棕色；表面细胞平滑无凸起，近柄端的细胞常伸长，顶端的细胞近等径，稍厚壁。

毛状真藓的配子体与该种的相似，但前者的叶为无明显的分化边、中肋不突出叶尖，通过芽胞形态差异可以快速区别两者。

中国分布：海南、云南和新疆。

其他分布：澳洲（澳大利亚）、大洋洲（新西兰）、南美洲（秘鲁、智利）及东南亚（巴布新几内亚、印度尼西亚、尼泊尔和菲律宾）（Ochi，1980；Koponen & Norris，1984；Pradhan & Joshi，2008）。

2.6 球根真蘚（图 II: E）

Bryum radiculosum Brid., Muscol. Recent. Suppl. 3: 18. 1817.

——*Gemmabryum radiculosum* (Brid.) J.R. Spence & H.P. Ramsay, Phytologia 87(2): 68. 2005.

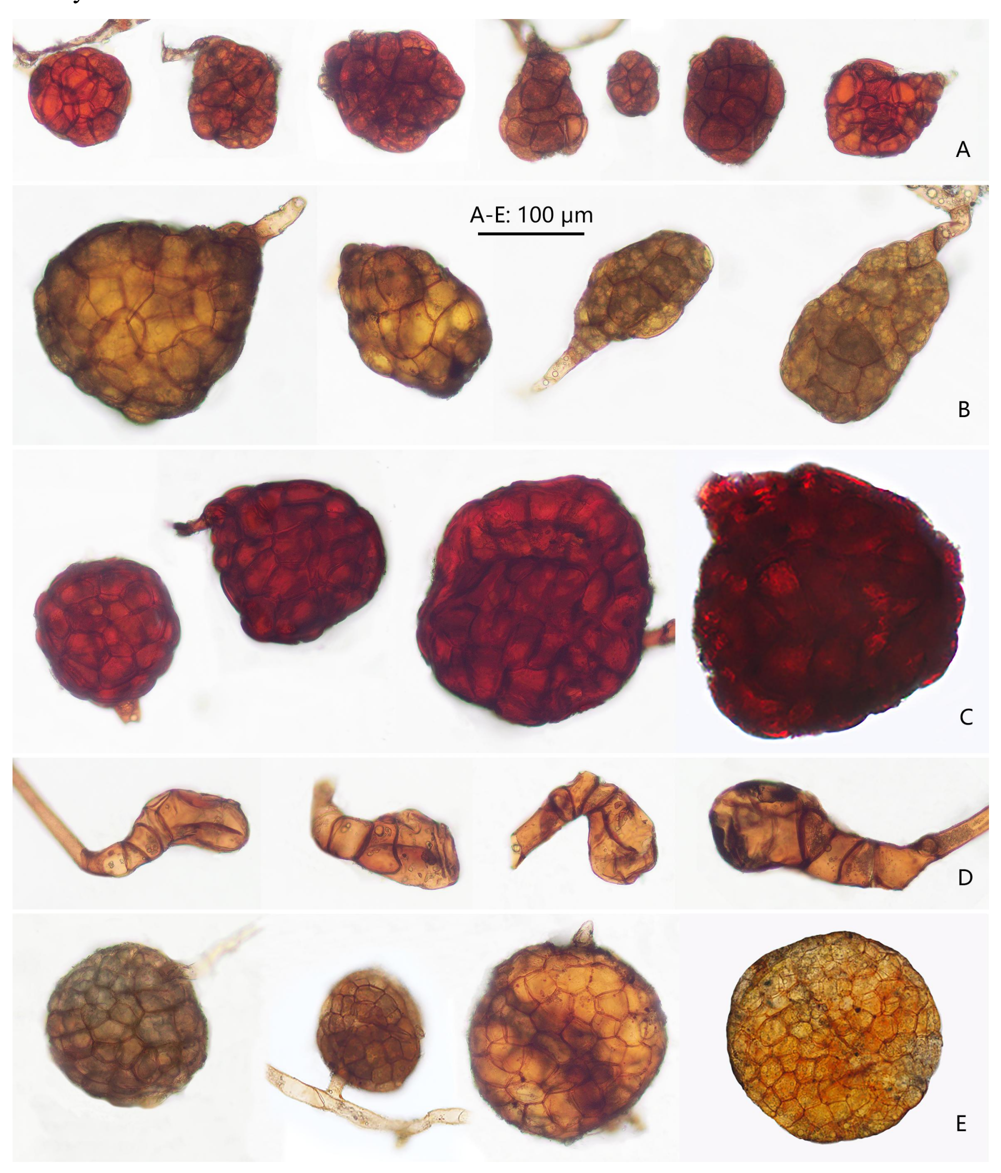
——*Osculatia radiculosa* (Brid.) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat., 67(1): 76. 2018.

叶三角状披针形至狭披针形，无分化边，中肋短出，细胞狭长。芽胞生于假根短分枝上，稀少，球形，φ=120~190 μm，黄棕色，表面细胞平滑无凸起，薄壁。

球根真蘚与红蒴真蘚的区别见前文。

中国分布：河南、江苏、福建、西藏、广西、浙江、云南、河北和新疆。

其他分布：遍布欧洲大陆主要国家和岛屿（英国、丹麦、斯洛伐克、罗马尼亚、德国、俄罗斯高加索地区和匈牙利）、东北亚（日本和俄罗斯远东地区）、西南亚（土耳其、以色列、巴列斯坦、黎巴嫩和萨特阿拉伯）、美洲（美国、墨西哥、秘鲁、委内瑞拉、巴西和阿根廷）、非洲（阿尔几内亚、埃及、利比亚、摩洛哥、突尼斯、南非、津巴布韦和纳米比亚）、大西洋诸岛（百慕大群岛等）和大洋洲（新西兰）等（Ros et al.，1999；Smith，2004；O'Shea，2006；Holyoak，2021；Canestraro & Peralta，2022）。



A. 毛状真蘚；**B**. 红蒴真蘚；**C**. 瘤根真蘚；**D**. 棒槌真蘚；**E**. 球根真蘚。（凭证标本：**A**. 麻馨尹&曾人会

2021050753；**B**. 麻馨尹&唐苏芬 20210828116；**C**. 刘永英 19016；**D**. 刘永英 34286a；**E**. 买买提明 27402）

A. *Bryum apiculatum*; **B**. *B. atrovirens*; **C**. *B. bornholmense*; **D**. *B. clavatum*; **E**. *B. radiculosum*. (Voucher specimens: **A**. *Ma XY & Zeng RH 2021050753*; **B**. *Ma XY & Tang SF 20210828116*; **C**. *Liu YY 19016*; **D**. *Liu YY 34286a*; **E**. *Mamtimin S 27402*）

图版 II　红蒴真藓复合群芽胞

Plate II Tubers of *Bryum atrovirens* complex

2.7 齿缘真藓（图版III: A~C）

Bryum rubens Mitt., Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc., 8: 232. 1856.

——*Gemmabryum rubens* (Mitt.) J.R. Spence & H.P. Ramsay, Phytologia 87(2): 68. 2005.

——*Ptychostomum rubens* (Mitt.) Holyoak & N. Pedersen, J. Bryol., 29: 120. 2007.

——*Osculatia rubens* (Mitt.) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat., 67(1): 76. 2018.

植株深绿色，老时红棕色，叶三角状披针形，分化边由 1~2（3）列厚壁细胞组成，近叶尖处边缘有锯齿，中肋贯顶至短出。芽胞球形，在茎基部假根短分枝上簇生或长枝端单生，通常较小，φ=36~96 μm，较大的与叶腋处较小的相近，单个着生于茎上叶腋处的芽胞（实为起始于假根）较大，φ=（153）202~291 μm，亮红棕色，表面有明显膨起的细胞，使得芽胞形似覆盆子，细胞厚壁。

该种与瘤根真藓的区别见前文。

中国分布：内蒙古和河南（左倩孺和徐杰，2021）。

其他分布：广布于欧洲各地（英国、挪威、芬兰、瑞典、爱沙尼亚、拉脱维亚、立陶宛、俄罗斯、德国、瑞士、西班牙、葡萄牙和匈牙利）、亚洲（土耳其、阿塞拜疆、亚美尼亚、巴基斯坦、印度、印度尼西亚和日本）、非洲（南非和突尼斯）、美洲（美国和巴西）、澳洲及大洋洲（新西兰）（Crundwell & Nyholm，1964；Ros et al.，1999；Smith，2004；Spence，2014；Holyoak，2021）。

2.8 沙氏真藓（图III: D）

Bryum sauteri Bruch & Schimp. in Bruch *et al*., Bryol. Eur., fasc. 32(suppl. 1): 10, t. 10. 1846.

——*Gemmabryum sauteri* (Bruch & Schimp.) J.R. Spence & H.P. Ramsay, Phytologia 87(2): 68. 2005.

——*Osculatia sauteri* (Bruch & Schimp.) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat. 67(1): 76. 2018.

叶卵状披针形，平展，无分化边，中肋短出或呈芒状。芽胞大量，生于假根短分枝上，梨形或不规则球形，(51~90)　μm× 43~76 μm，棕色至红棕色，表面细胞无明显突起，细胞壁稍厚；组成芽胞的细胞大而数量少，仅有1~3（4）细胞宽。

在红蒴真藓复合群中，该种与土生真藓和毛状真藓的芽胞较小，与毛状真藓的区别见前文；土生真藓的芽胞扁平，叶有分化边，在茎顶聚集呈莲座状与该种区分。该种的芽胞与齿缘真藓的根生芽胞相似，但无叶腋生芽胞，配子体形态也有明显差异。

中国分布：河南、浙江、广西、贵州、山东、新疆、西藏和云南（赵建成和刘永英，2021）。

其他分布：欧洲（英国、冰岛、葡萄牙、西班牙、挪威、斯洛伐克、黑山共和国、奥地利、比利时、法国、捷克共和国、斯洛伐克、瑞士、意大利和俄罗斯高加索地区）、南亚洲（印度）、非洲（埃及和南非）、南美洲（厄瓜多尔和智利）、大洋洲（新西兰）及澳洲（Smith，2004；O'Shea，2006；Holyoak，2021）。

2.9 土生真藓（图III: E）

Bryum tuberosum Mohamed & Damanhuri, Bryologist 93: 288, f. 1–10. 1990.

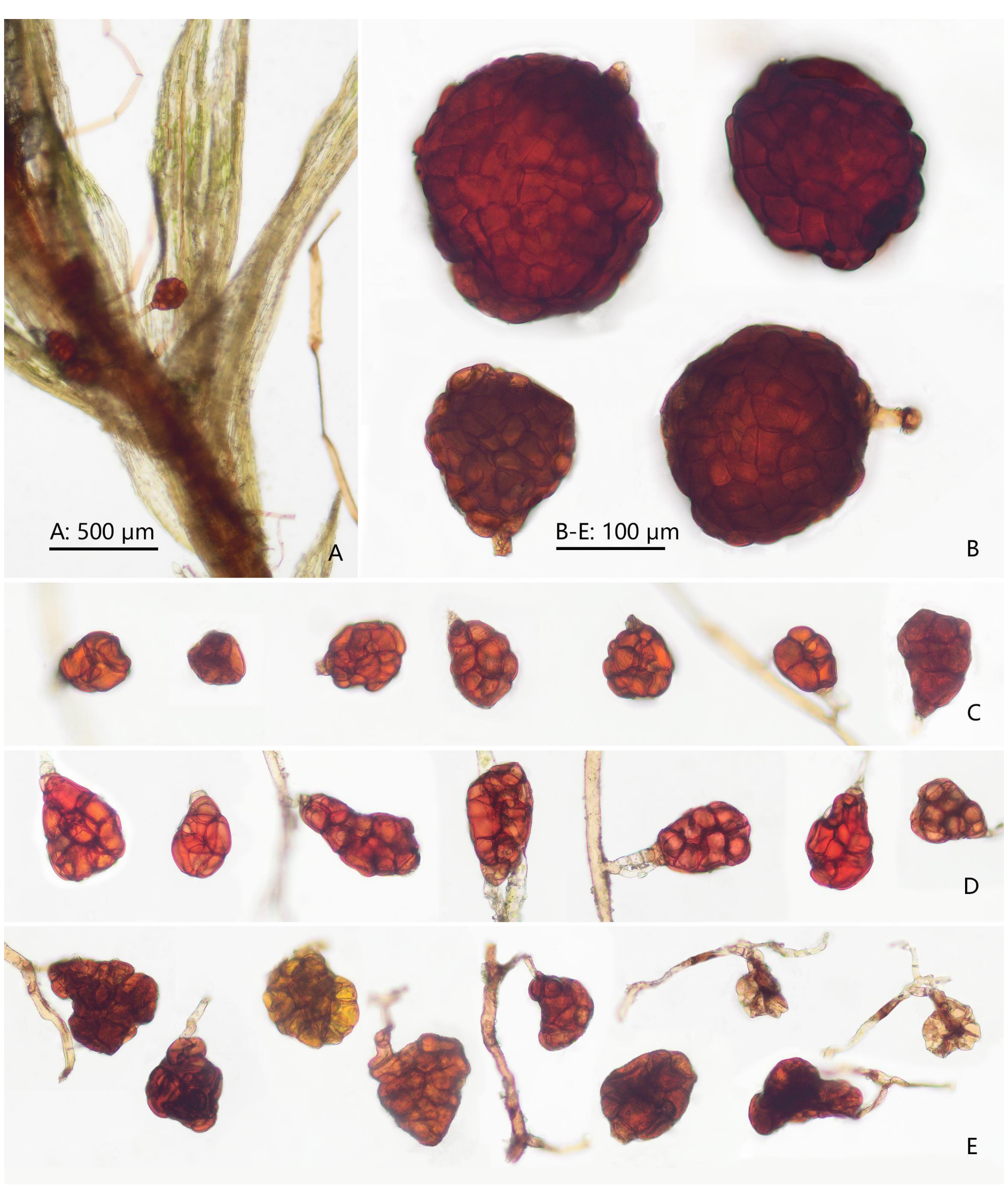
——*Osculatia tuberosa* (Mohamed & Damanhuri) Ochyra, Plášek & Bedn.-Ochyra, Acta Mus. Siles. Sci. Nat. 67(1): 76. 2018.

茎顶的叶大，密集排列成莲座状，狭卵形至卵形，分化边由3~4列细胞组成，中肋短出。芽胞大量，生于假根短分枝末端，梨形或不规则圆形，扁平，40~70 × 35~57 μm，黄棕色至红棕色，表面细胞不突起，细胞稍厚壁；芽胞表面仅有数个细胞宽。

近土生真藓（*B. riparium* I. Hagen）有与该种相似的扁平状芽胞，但前者的植株高可达3 cm、叶在茎上均匀排列，后者的植株较小、叶在茎端聚集呈莲座状。

中国分布：河南、新疆、广西、浙江和云南。

其他分布：马来西亚和印度（Mohamed & Damanhuri，1990；Nair et al.，2022）。



A. 齿缘真藓部分植株，示叶腋生芽胞；**B**. 齿缘真藓叶腋生芽胞；**C**. 齿缘真藓根生芽胞；**D**. 沙氏真藓根生芽胞；**E**. 土生真藓根生芽胞。（凭证标本：**A~C**. 刘永英 19085；**D**. 刘永英 19044；**E**. 刘永英 18071b）

A. Part plant of *Bryum rubens*, showing tubers in leaf axil; **B**. Tubers in leaf axil of *B. rubens*; **C**. Tubers on

rhizoid of *B. rubens*; **D**. Tubers on rhizoid of *B. sauteri*; **E**. Tubers on rhizoid of *B. tuberosum*. (Voucher specimens: **A~C**. *Liu YY 19085*; **D**. *Liu YY 19044*; **E**. *Liu YY 18071b*）

图版 III　红蒴真藓复合群芽胞

Plate III Tubers of *Bryum atrovirens* complex

3 讨论

3.1 中国红蒴真藓复合群的物种组成范畴

产生根生芽胞是红蒴真藓复合群的最典型特征，但不局限于此。在 Crundwell 和 Nyholm（1964）、Ochi（1992）和 Smith（2004）界定的复合群核心物种中，包括有中国分布的红蒴真藓、沙氏真藓、瘤根真藓、球蒴真藓、毛状真藓和齿缘真藓。无论是 Koponen 和 Norris（1984）将棒槌真藓与毛状真藓和红蒴真藓（*Bryum microerythrocarpum=B. atrovirens*）置于毛状真藓组，或是 Spence 和 Ramsey（2013） 基于有根生芽胞和狭长叶细胞等毛状真藓类群（group '*Apiculata*'）的特征将土生真藓转移至 *Gemmabryum* 属，亦或是植株矮小、叶细胞伸长等配子体特征和具有根生芽胞与红蒴真藓复合群的特征一致，棒槌真藓和土生真藓的均应属于该类群。星形真藓在发表时就被认为是红蒴真藓复合群的近缘物种（Arts，1997），在中国标本中首次观察到该种的孢子体，且与复合群的特征一致。黑龙江五大连池的齿缘真藓实为细叶真藓（*B. capillare* Hedw.）的错误鉴定（白学良和赵东平，2018）。在采自内蒙古自治区的齿缘真藓标本（内蒙古赤峰市宁城县黑里河国家级自然保护区，徐杰 20200717037、20200717071）中没观察到芽胞（左倩孺和徐杰，2021），而在河南分布的标本中发现了大量芽胞，进一步确认了该种在中国的分布。

虽然，赵建成和刘永英（2021）认为近土生真藓是属于毛状真藓组的物种，但因植株较大而健壮等特征被 Smith（2004）置于 *Alpiniformia* 亚组，既非毛状真藓组也非红蒴真藓复合群成员，明显区别于红蒴真藓复合群的植株多是小而柔弱，所以，本研究将其排除在外。

3.2 根生芽胞是红蒴真藓复合群稳定的分类识别特征

真藓属的根生芽胞常出现在地下假根上，偶见于土面之上的叶腋处，如齿缘真藓的部分芽胞生于地面上叶腋处很短的假根上或假根初始细胞上。芽胞成熟时常为球形、亚球形或梨形，当生于假根短分枝上时有芽胞柄，发育初期常透明或灰白色，成熟时为黄色、橘黄色、红色或棕色，大小从几十微米至几百微米，无叶原基。芽胞的组成细胞常含有半透明、大小不等的球形油体。在红蒴真藓复合群中，芽胞的大小、形态、颜色、位置和组成芽胞的细胞是否突起在种内相对稳定。曾有人在培养基上培养了 29 种有根生芽胞的藓类植物，其中包括 9 种红蒴真藓复合群的物种，实验结果显示每个物种芽胞的形态特征几乎没有因环境因素而发生改变（Whitehouse，1966）。虽然红蒴真藓复合群具有根生芽胞的特征可能是趋同进化的结果，在曲尾藓科（Dicranaceae）、牛毛藓科（Ditrichaceae）、凤尾藓科（Fissidentaceae）和丛藓科（Pottiaceae）等其他藓类中也有相似的芽胞（Risse，1987），但是基于配子体特征而真藓属易与上述类群区分。在此基础上，根生芽胞可作为红蒴真藓复合群稳定的分类识别特征。

3.3 产生根生芽胞是红蒴真藓复合群对不利生境的生态适应

红蒴真藓复合群的物种为雌雄异株，多生长在草地、林缘、农田或园林绿地等，干旱或周期性地扰动导致该类群植物很少产生孢子体。生殖策略由能量消耗较高、周期较长的有性生殖转换为能量消耗较低、周期较短的无性繁殖，以便快速而成功地占据新的栖息地（权玉萍等，2020）。相对于叶腋生球形芽胞和丝状芽胞的细胞薄壁、叶绿体含量高、含大量淀粉，而根生芽胞的细胞常为厚壁、叶绿体含量低、含有大量的脂类储藏物（Duckett & Ligrone，1992），使其可以最大程度地对抗干旱、具有更强的长期休眠能力。新的间隔期形成或有利条件的出现可能需要很长时间，所以，长寿的繁殖体才能再度占领栖息地。在干旱环境中，

大多数苔藓植物物种的芽胞可存活超过 1a 时间，瘤根真藓的根生芽胞在标本馆储藏 12a 之久后仍可萌发（Hock et al.，2004）。因此，在短暂和多变的环境中，根生芽胞的休眠是一种适应策略（Laaka-lindberg et al.，2003）。

4 结论

红蒴真藓复合群的物种是适应临时环境的短命植物，主要通过根生芽胞进行无性繁殖。目前中国该类群植物有 9 种，其中星形真藓是中国新记录种，首次发现该种的孢子体，红蒴真藓和齿缘真藓首次在中国分布的标本中观察到根生芽胞。最主要的识别特征是根生芽胞的位置、颜色、形状、大小、细胞壁厚度和外层细胞是否突起等。

致谢：感谢河北师范大学的赵建成教授、新疆大学的买买提•苏来曼教授、中国农业大学的邵小明教授、杭州师范大学的吴玉环教授、内蒙古师范大学的徐杰教授、中国科学院植物研究所的于宁宁博士、中国科学院沈阳应用生态所的李微博士和中国科学院昆明植物研究所的马文章博士在标本借阅时提供的帮助。同时感谢中国乐业•凤山世界地质公园乐业园区管理局和雅长兰科植物国家级自然保护区管理中心在野外考察工作中给予的帮助。

参考文献：

ALLEN B, 2002. Moss flora of Central America (Part 2)，Encalyptaceae–Orthotrichaceae [M]. St. Louis: Missouri Botanical Garden: 327–373.

ANDERSON LE, CRUM HA, BUCK WR, 1990. List of mosses of North America north of Mexico [J]. Bryologist, 93(4): 448–499.

ARTS T, 1997. *Bryum stellituber* sp. nov., a new species of the *Bryum erythrocarpum* complex from India [J]. J Bryol, 19(3): 453–456.

BAI XL, ZHAO DP, 2018. Color graphic of bryophytes in Wudalianchi volcanic lava landform [M]. Hohhot: Inner Mongolia University Press: 1–467. [白学良，赵东平，2018. 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物彩图志［M］. 呼和浩特：内蒙古大学出版社：1–467.]

BANSAL P, NATH V, 2013. Current status of genus *Bryum* Hedw. in eastern Himalaya, India [J]. Taiwania, 58(3): 205–212.

BLOCKEEL TL, BELL NE, HILL MO, et al., 2021. A new checklist of the bryophytes of Britain and Ireland, 2020 [J]. J Bryol, 43(1): 1–51.

CANESTRARO BK, PERALTA DF, 2022. Synopsis of *Anomobryum* and *Bryum* (Bryaceae, Bryophyta) in Brazil [J]. Acta Bot Brasil, 36(6): e2021abb0283.

CRUNDWELL AC, NYHOLM E, 1964. The European species of the *Bryum erythrocarpum* complex [J]. Trans Brit Bryol Soc, 4(4): 597–637.

CRUNDWELL AC, WHITEHOUSE HLK, 2001. A revision of *Bryum bornholmense* Wink. & R. Ruthe [J]. J Bryol, 23(3):171–176.

DIXON HN. 1924. The student’s handbook of British mosses, 3rd ed. [M]. Eastbourne: V V Sumfield: 1–582.

DUCKETT JG, LIGRONE R, 1992. A survey of diaspore liberation mechanisms and germination patterns in mosses [J]. J Bryol, 17(2): 335–354.

ERZBERGER P, SCHRÖDER W, 2013. The genus *Bryum* (Bryaceae, Musci) in Hungary [J]. Studia Bot Hung, 44: 5–192.

FREY W, STECH M, 2009. Division Bryophyta Schimp. (Musci, Mosses) [M] // FREY W, STECH M, FISCHER E. Syllabus of plant families. Adolf Engler’s Syllabus der

Pflanzenfamilien Part 3 Bryophytes and Seedless Vascular Plants 3. 13th ed. Berlin: Gebrüder Borntraeger: 116–257.

HOCK Z, SZÖVÉNYI P, TÓTH Z, 2004. Seasonal variation in the bryophyte diaspore bank of open grasslands on dolomite rock [J]. J Bryol, 26(4): 285–292.

HODGETTS NG, SÖDERSTRÖM L, BLOCKEEL TL, et al., 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus [J]. J Bryol, 42(1): 1–116.

HOLYOAK DT, 2009. *Bryum apiculatum* (Bryaceae) in East Cornwall: a moss new to Europe [J]. J Bryol, 31(2): 117–142.

HOLYOAK DT, 2021. European Bryaceae [M]. Newbury, Berkshire: Pisces Publications: 1–344.

HOLYOAK DT, PEDERSEN N, 2007. Conflicting molecular and morphological evidence of evolution within the Bryaceae (Bryopsida) and its implications for generic taxonomy [J]. J Bryol, 29(2): 111–124.

HUGONNOT V, 2013. *Bryum valparaisense* Thér. (Bryaceae, Bryophyta), new to the bryophyte flora of France [J]. Cryptog Bryol, 34(1): 73–76.

JIA Y, HE S, 2013. Species catalogue of China, Bryophytes (Vol 1) [M]. Beijing: Science Press: 125–147. [贾渝，何思，2013．中国生物物种名录，苔藓植物（第一卷）［M］．北京：科学出版社：125–147．]

KOPONEN T, NORRIS DH, 1984. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. IV. *Anomobryum*, *Bryum* and *Rhodobryum* (Bryaceae, Musci) [J]. Ann Bot Fenn, 21(3): 265–290.

LAAKA-LINDBERG S, KORPELAINEN H, POHJAMO M, 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes [J]. J Hattori Bot Lab, 93: 319–330.

LI XJ, 2006. Flora Bryophytorum Sinicorum (Vol 4) [M]. Beijing: Science Press: 1–111. [黎兴江，2006．中国苔藓志（第四卷）［M］．北京：科学出版社：1–111．]

LIU YY, CHAI XL, LIAO YJ, et al., 2023. *Bryum marratii* Hook. & Wilson (Bryaceae, Musci) reported new to China [J]. Plant Sci J, 41(2): 159–165. [刘永英，柴晓亮，廖雨佳，等，2023． 中国藓类新记录种——马氏真藓[J]. 植物科学学报，41（2）：159–165．]

LIU YY, HUANG WZ, SHU L, et al., 2022. *Bryum austriacum* Köckinger, Holyoak & Suanjak (Bryaceae, Musci) reported new to China [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 42(12): 1981–1990. [刘永英，黄文专，舒蕾，等，2022．奥地利真藓——中国新记录种，西北植物学报，42（12）：1981–1990．]

LIU YY, QUAN YP, WU YH, 2021. A new moss species from northwestern China: *Bryum glacierum* (Bryaceae) [J]. Phytotaxa, 510 (2): 148–154.

LIU YY, ZHAO JC, NIU YL, et al., 2020. Taxonomic summary of Bryaceae (Bryophyta) in China [J]. Chenia, 14: 45–57 .

MOHAMED H, DAMANHURI A, 1990. *Bryum tuberosum*, a new species from Peninsular Malaysia [J]. Bryologist, 93(3): 288–289.

MOHAMED H, 1979. A taxonomic study of *Bryum billardieri* Schwaegr. and related species [J]. J Bryol, 10(4): 401–465.

NAIR SS, MURUGAN K, SARAYU MG, 2022. Atlas of *Bryum* Hedw. species from India [J]. Asian J Biol Life Sci, 11(2): 206–217.

OCHI H, 1980. A revision of the neotropical Bryoideae, Musci (First Part) [J]. J Fac Educ Tottori Univ, Nat Sci, 29 (2): 49–154.

OCHI H, 1992. A revised infrageneric classification of the genus *Bryum* and related genera

(Bryaceae, Musci) [J]. Bryobrothera, 1: 231–244.

OCHI H, 1994. *Bryum* [M] // SHARP AJ, CRUM H, ECKEL PM. Moss flora of Mexico (Mem New York Bot Gard 69). New York: New York Botanical Garden: 454–489.

OCHYRA R, PLÁŠEK V, BEDNAREK-OCHYRA H, 2018. *Osculatia* an earlier name for a segregate of *Bryum* (Bryaceae, Bryophyta) [J]. Acta Mus Siles Sci Natur, 67: 71−79.

O'SHEA BJ, 2002. Checklist of the mosses of Sri Lanka [J]. J Hattori Bot Lab, 92: 125–164.

O'SHEA BJ, 2003. An overview of the mosses of Bangladesh, with a revised checklist [J]. J Hattori Bot Lab, 93: 259–272.

O'SHEA BJ, 2006. Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (version 5, 12/06) [J]. Trop Bryol Res Rep, 6: 1–252.

PAPP B, ERZBERGER P, ÓDOR P, et al., 2010. Updated checklist and red list of Hungarian bryophytes [J]. Stud Bot Hung, 41: 31–59.

PEDERSEN N, HOLYOAK DT, NEWTON AE, 2007. Systematics and morphological evolution within the moss family Bryaceae: a comparison between parsimony and Bayesian methods for reconstruction of ancestral character states [J]. Mol Phylogenet Evol, 43(3): 891–907.

PRADHAN N, JOSHI SD, 2008. A diversity account of Bryaceae (Bryophyta: Musci) of Nepal [J]. J Nat Hist Mus, 23: 19–26.

QUAN YP, LIU YY, ZHAO JC, 2020. The gemma formation of *Gymnostomiella vernicosa* var. *acuminata* and the ecological implications [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(1): 53–57. [权玉萍，刘永英，赵建成，2020．疣壶藓尖叶变种的芽胞形成及其生态意义［J］．西北植物学报，40(1)：53–57．]

RISSE S, 1987. Rhizoid gemmae in mosses [J]. Lindbergia, 13(3): 111–126.

ROS RM, CANO MJ, GUERRA J, 1999. Bryophyte checklist of Northern Africa [J]. J Bryol, 21: 207–244.

SHAW AJ, 2014. The impact of molecular data on our understanding of the bryophyte flora of North America[M]//Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America (Vol 28): Bryophyta. New York: Oxford University Press: 3–13.

SMITH AJE, 2004. The moss flora of Britain and Ireland, 2nd ed. [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 1−1012.

SPENCE JR, 2014. Bryaceae [M] // Flora North America Editorial Committee. Flora of North America (Vol 28): Bryophyta. New York: Oxford University Press: 117–185.

SPENCE JR, 2022. Studies in Austral Bryaceae (Bryopsida). IV. New records from the Falkland Islands (Islas Malvinas), with a phytogeographic analysis of the family [J]. Cryptog Bryol, 43(15): 211–224.

SPENCE JR, RAMSAY HP, 1999. Three new species of *Rosulabryum* (Bryopsida, Bryaceae) from Australia [J]. Telopea, 8(3): 325–335.

SPENCE JR, RAMSAY HP, 2005. New genera and combinations in Bryaceae (Bryales, Musci) for Australia [J]. Phytologia, 87(2): 61–72.

SPENCE JR, RAMSAY HP, 2013. Additions to and nomenclatural changes in the Bryaceae (Bryopsida) in Australia [J]. Telopea, 15(2): 143–148.

SUZUKI T, 2016. A revised new catalog of the mosses of Japan [J]. Hattoria, 7: 9–223.

SYED H, 1973. A taxonomic study of *Bryum capillare* Hedw. And related species [J]. J Bryol, 7(3): 265–326.

TAN BC, IWATSUKI Z, 1991. A new annotated Philippine moss checklist [J]. Harvard Pap Bot, 3:

1–64.
TAN BC, IWATSUKI Z, 1993. A checklist of Indochinese mosses [J]. J Hattori Bot Lab, 74: 325–405.
TOUW A, 1992. A survey of the mosses of the Lesser Sunda Islands (Nusa Tenggara), Indonesia [J]. J Hattori Bot Lab, 71: 289–366.
VANDERPOORTEN A, ZARTMAN CE, 2002. The *Bryum bicolor* complex in North America [J]. Bryologist, 105(1): 128–139.
WEI QQ, ZHANG BY, LI M, et al., 2018. Newly recorded species of mosses in Guangxi, China [J]. Guihaia, 38(3): 388–396. [魏倩倩，章博远，李敏，等，2018. 广西藓类植物新记录的报道［J］. 广西植物，38（3）：388–396.]
WHITEHOUSE HLK, 1966. The occurrence of tubers in European mosses [J]. Trans Brit Bryol Soc, 5(1): 103–116.
YONG KT, TAN BC, HO BC, et al., 2013. A revised moss checklist of Peninsular Malaysia and Singapore (Research Pamphlet 133) [M]. Selangor: Forest Research Institute Malaysia: 1–152.
ZHAO JC, LIU YY, 2021. A taxonomic study of the family Bryaceae (*sensu lato*, Bryopsida) in China [M]. Shijiazhuang: Hebei Science and Technology Press: 1–438. [赵建成，刘永英，2021. 中国广义真藓科植物分类学研究［M］. 石家庄：河北科学技术出版社：1–438.]
ZUO QR, XU J, 2021. New record moss species of *Bryum* (Bryaceae) in Inner Mongolia, China: *Bryum rubens* Mitt. and *B. elegans* Nees ex Brid. [J]. J Inner Mongolia Univ (Nat Sci Ed), 52(5): 496–500.[左倩孺，徐杰，2021. 内蒙古藓类植物真藓属 2 个种——齿缘真藓、幽美真藓［J］. 内蒙古大学学报（自然科学版），2021，52（5）：496–500.]

附录：中国红蒴真藓复合群凭证标本信息

1. 星形真藓 (*Bryum stellituber*)

广西：乐业县雅长乡草王山高山草甸，106°21′12.57″ E、24°43′57.49″ N，土生，1 822 m，2020.11.8，唐启明等 20201108-217；同乐镇刷把村垒荣屯流星天坑，106°28′38.23″ E、24°48′40.98″ N，土生，1 188 m，2018.6.8，唐启明20180608-131。

2. 毛状真藓(*Bryum apiculatum*)

河南：焦作市青龙峡，岩面薄土，700 m，2004.10.03，刘永英2004100229、2004100140。商城县大别山保护区金刚台保护站东河村，土生，230 m，2016.4.9，刘永英16058。内乡县马山口，水沟旁，1960.6.25，罗健馨144。西峡县太平镇湾潭水沟旁，砂石土，1960.7.8，罗健馨175a。**新疆：**阿尔泰山青河县大青河，土生，1 286 m，买买提明 • 苏来曼14886。阿尔金山国家级自然保护区沙子泉，90°28′ E、37°11′ N，沼泽地泥土，土生，3 940 m，2011.7.15，艾尼瓦尔江 • 阿布都肉苏力187。库尔勒且末县土拉牧场，86°44′03.62″ E、37°66′56.71″ N，泉水边土生，2 910 m，2017.8.8，买买提明30520、30521、30522b；土拉牧场依西克阿提，87°47′83.36″ E、37°78′71.21″ N，水生，3 940 m，2017.8.10，买买提明30569。**浙江：**湖州安吉龙王山自然保护区，石生，523 m，吴玉环2017110249；岩面薄土，572 m，吴玉环2017110273；路边石生，505 m，吴玉环2017110315；红星坪村往乌溪江大桥方向，梯田土生，261 m，吴玉环2017070228c、2017110315。金华市武义县小许草莓园附近，119°49′03.48″ E、28°54′47.643″ N，农田边土生，66 m，2021.5.7，麻馨尹&曾人会2021050753。台州市天台县三友村至马面山沿线公路，120°49′35.18″ E、29°13′49.79″ N，茶树地里土生，397 m，2021.8.14，麻馨尹&唐苏芬2021081403b。**西藏：**距仲巴52 km，83°32′14.41″ E、29°59′45.07″ N，鼠洞侧壁，4 591 m，2019.7.18，乔宇鑫2019p122y008-b。**广西：**乐业县雅长乡草王山高山草甸，106°21′4.89″ E、24°43′48.51″ N，土生，1 718 m，2018.10.2，唐启明&张仕艳

20181002-322。田林县岑王老山林场，1974.10.4，高谦2348。**福建：**德化县戴云山，石生，302 m，吴文英&王幼芳11。**河北：**武安市，土生，1 140 m，2005.9.7，李琳906。蔚县小五台山，土生，1 300 m，2011.7.13，牛玉璐20111904；1 500 m，2011.7.8，牛玉璐110004；2 100 m，牛玉璐110015。邢台县紫金山，岩面薄土，750 m，2004.4.25，王晓蕊040523-c。平山县前大地驼梁，水边石生，1 450 m，2004.10.24，李文强040929。**云南：**绿春县，臧穆148。泸水县老窝乡，99°02′40.37″ E、25°51′30.14″ N，1 452 m，2007.11.19，李利博20073638、20073637、20073634、20073618。**青海：**兴海县龙藏公社，3 600 m，陆福根036。**四川：**天全县二郎山山顶，土生，2 800 m，高谦17723。

3. 红蒴真藓(*Bryum atrovirens*)

河南：信阳市鸡公山国家级自然保护区报晓峰，114°4′30″ E、31°48′13″ N，岩面生，750 m， 2022.6.27，刘永英22139b。**西藏：**距革吉县30 km，81°19′8.18″ E、32°10′38.24″ N，水边土生，4 628 m，2019.7.24，樊英杰2019p166y015、乔宇鑫2019p166y041。距上一个点16 km，80°6′40.04″ E、32°1′3.74″ N，河边土生，4 336 m，2019.7.20，樊英杰2019p150y008a。距狮泉河54 km，79°47′28.67″ E、32°54′31.33″ N，距河较远的草地土坡，4 401 m，2019.7.21，樊英杰2019p155y037a。距仲巴52 km，83°32′14.41″ E、29°59′45.07″ N，沙土生，4 591 m，2019.7.18，乔宇鑫2019p122y021a；鼠洞内，乔宇鑫2019p122y012a。扎达–狮泉河，距扎达40 km，79°59′0.08″ E、31°32′5.73″ N，石边土，4 493 m，2019.7.20，乔宇鑫2019P145Y019；距扎达60km，80°7′9.81″E、31°27′6.33″N，灌丛基土生，4 688 m，2019.7.20，乔宇鑫2019P146Y005-c、2019P146Y082；距扎达 - 狮泉河5 km，79°48′18.19″ E、31°31′35.6″ N，草下，3 703 m，2019.7.20，乔宇鑫2019P143Y016、2019P143Y017。丁青县，石生，4 000 m，臧穆5332。**浙江：**台州市天台县苍溪村至石研村公路，121°06′59.59″ E、29°09′05.96″ N，路边阴凉树下石生，215 m，2021.7.18，麻馨尹&唐苏芬2021071809；岩坦，120°47′52.45″ E、29°00′00.18″ N，路边地面石生，413 m，2021.8.15，麻馨尹&唐苏芬20210815114。温州市泰顺县乌岩岭国家自然保护区， 119°40′02.85″ E、27°42′31.86″ N，石生，717 m，2020.8.5，黄文专等20200805034a。湖州市安吉县冷坑至瓦窑上沿线大路，119°22′22.62″ E、30°31′06.69″ N，靠近溪沟的路边水泥路旁生，119 m，2021.8.25，麻馨尹&唐苏芬2021082504a；星潮营地往白吉岭方向，119°36′16.44″ E、30°32′34.45″ N，路边大石头生，175 m，2021.8.28，麻馨尹&唐苏芬20210828116；桐坑村至菖蒲桥沿线公路，119°18′40.72″ E、30°35′52.03″ N，公路边地上砂土生，155 m，2021.8.23，麻馨尹&唐苏芬20210823147。**新疆：**阿尔金山国家级自然保护区沙子泉，90°28′ E、37°11′ N，沼泽地泥土生，3 940 m，2011.7.15，艾尼瓦尔江・阿布都肉苏力197。**甘肃：**祁连山，2 800 m， 1976.6.17，卓正大761-013a。**河北：**邢台县紫金山，岩面薄土，750 m，2004.4.24，赵建成040509；云蒙山，岩面薄土，1 000 m，2001.5.18，唐伟斌100906。**湖北：**神农架林区，土生，1 500 m，2010.5.25，王振杰1009。**四川：**都江堰市溪口，林下树基，1 350 m，汪楣芝57313。

4．瘤根真藓 (*Bryum bornholmense*)

河南：济源市思礼乡水洪池村，灌丛下土生，1 195 m，2021.5.20，刘永英21033。嵩县白河镇下寺村，2017.11.12，刘永英1 740；白云山，岩面薄土，1 500 m，1997，赵建成970141、971624、971504。信阳市鸡公山国家级自然保护区报晓峰，114°4′30″ E、31°48′13″ N，岩面生，710 m，2022.6.27，刘永英22133。罗山县董寨国家自然保护区，岩面，2017.5.20，刘永英1721a；灵山镇白云保护站，114°15′2″ E、31°56′54″ N，小路旁土生，2019.5.26，刘永英19016；土坡，172 m，2021.6.19，刘永英21086、21110a；台阶土生，174 m，2021.6.19，刘永英21117b；177 m，2021.6.19，刘永英21116b；小马沟， 114°16′32.08″E、31°57′38.71″ N，茶树下土生，210 m，2021.6.19，刘永英21057、21077a；腐殖土生，117 m，2021.6.19，刘永英21061a；大马庄，茶树下土生，2021.6.18，刘永英21103a；王大弯村，114°15′46.08″ E、

31°56′40.79″ N，毛竹根生，174 m，2021.6.19，刘永英21073；石条路边，174 m，2021.6.19，刘永英21075a、21091；台阶土生，174 m，2021.6.19，刘永英21076。商城县大别山自然保护区金刚台，2018.4.21，刘永英18009、18018a；鲇鱼山水库，2018.6.16，刘永英18180b、18069b。洛宁县神灵寨保护区，2018.7.9，刘永英18045；111°42′42″ E、34°16′9″ N，岩面缝隙，580 m，2019.6.7，刘永英19097。栾川县重渡沟泄愤崖瀑布，台阶，714 m，2020.10.25，刘永英20172b；土坡生，724 m，2020.10.25，刘永英20183；揽虹桥，724 m，2020.10.25，刘永英20185。沁阳市神农山白松岭保护站，112°49′ E、35°14′29″ N，土生，967 m，2019.9.22，刘永英19061、19067。焦作市峰林峡，岩面薄土，700 m，2004.5.05，刘永英2004100478、2004100122、2004100394、2004100415；青龙峡；岩面薄土；700 m，刘永英2004100229。修武县云台山，土生，800 m，2011.11.04，刘永英415。鲁山县石人山，土生，1 670 m，1997，赵建成971594。**浙江**：江山市浮盖山国家森林公园，土生，308 m，吴玉环2017042108。台州市天台县三合镇文岙村大路周水库，121°07′56.30″ E、29°03′09.37″ N，路边石生，197 m，2022.1.21，麻馨尹&徐正贤2022012140；雷峰乡沿黄家塘村至崔岙溪河道公路，120°53′48.68″ E、29°05′59.31″ N，公路旁干燥土生，97 m，2021.7.16，麻馨尹&唐苏芬2021071627。湖州市安吉县黄埔江源龙王山景区（马峰庵电站起），119°24′47.90″ E、30°23′56.17″ N，林下山路石壁生，653 m，2021.5.1，麻馨尹&王军华2021050115；冷坑至瓦窑上沿线大路，119°23′18.05″ E、30°32′17.07″ N，路边土坡生，133 m，2021.8.25，麻馨尹&唐苏芬20210825112。**新疆**：阿克苏托木尔峰自然保护区博孜墩乡，小库孜巴依林场，80°38′15.5″ E、41°48′55″ N，土生，2 400 m，2017.6.16，买买提明•苏莱曼30003。**河北**：涞源县神仙山，石生，1 500 m，范尉尉041185。围场县五道沟林场，土生，1 200 m，李琳2002-0076。邢台县，唐伟斌40503。隆化县，梁红柱41559。**四川**：雅安县，喇叭河自然保护区，赵建成20070921、20070926。**广西**：乐业县雅长兰科植物国家级自然保护区旁墙屯至蓝家湾天坑沿路蓝家湾天坑外部，106°22′26.04″ E、24°50′33.39″ N，土生，1 124 m，2019.10.19，唐启明&韦玉梅20191019-406。

5. 棒槌真藓 (*Bryum clavatum*)

新疆：塔城地区巴尔鲁克山国家级自然保护区裕民县塔斯特，82°45′18″ E、45°53′45″ N，岩面，1 340 m，2021.7.9，刘永英34286a。阿尔金山国家级自然保护区依协克卡西提，90°24′ E、37°13′ N，沼泽地泥土生，3 930 m，2011.7.16，艾尼瓦尔江·阿布都肉苏力311。海南：尖峰岭，岩面薄土，600 m，陈邦杰728。**云南**：中甸碧塔海，土生，3 500 m，张大成171。

6. 球根真藓 (*Bryum radiculosum*)

河南：罗山县董寨国家自然保护区白云保护站小马沟，114°16′32.08″ E、31°57′38.71″ N，茶树下土生，210 m，2021.6.19，刘永英21060；大马庄，茶树下土生，214 m，2021.6.18，刘永英21066。洛宁县神灵寨，111°42′4″ E、34°16′15″ N，岩面生，650 m，2018.7.9，刘永英18043。修武县云台山，土生，850 m，2004.10.18，刘永英2004100306。**广西**：乐业县雅长乡草王山高山草甸，106°21′13.12″ E、24°43′48.28″ N，土生，1 747 m，2018.10.02，唐启明&张仕艳20181002-314；106°21′11.75″ E、24°43′49.05″ N，树干生，1 752 m，2018.10.02，唐启明&张仕艳20181002-316A；106°21′4.91″ E、24°43′48.49″ N，土生，1 717 m，2018.10.02，唐启明&张仕艳20181002-320。**西藏**：距扎达60 km，80°7′9.81″ E、31°27′6.33″ N，水岸土生，4 688 m，2019.7.20，宋晓彤&乔宇鑫2019P146Y079c。普兰县5 km，81°8′59.93″ E、30°22′37.98″ N，河堤土生，4 256 m，2019.7.19，宋晓彤2019p137y042b。距上个点21 km，85°33′23.57″ E、30°5′0.87″ N，鼠洞内，5 325 m，2019.7.14，宋晓彤2019p102y005-a。距狮泉河日土32 km，79°50′3.63″ E、33°9′38.30″ N，水边土生，4 296 m，2019.7.21，樊英杰2019P154Y010。**浙江**：绍兴市越城区镜湖大和渔庄， 120°34′00.60″ E、30°04′44.62″ N，湖泊岸边石生，5 m，2021.4.29，麻馨尹&王军华2021042903b。安吉龙王山自然保护区，吴玉环20180717001、

20180718063；牛头坞沿路至附近水库，119°34′12.44″ E、30°34′43.79″ N，路边土坡生，62 m，2021.8.28，麻馨尹&唐苏芬2021082856。**新疆：**乌鲁木齐市植物园，87°33′09.61″ E、43°53′15.93″ N，岩面生，710 m，2016.4.24，买买提明.苏来曼27409、27413；水磨沟，87°39′22.14″ E、43°49′40.15″ N，土生，818 m，2016.4.20，买买提明.苏来曼27402；87°39′18.74″ E、43°49′49.42″ N，土生，810 m，2016.4.20，买买提明.苏来曼27391；水上乐园，87°36′40.90″ E、43°45′08.85″ N，土生，932 m，2016.4.14，买买提明.苏来曼27285；天山天池；石生；1 800 m，曹同200369。昆仑山且末县土拉牧场依西克阿提，87°47′83.36″ E、37°78′71.21″ N，岩面，3 940 m，2017.8.10，买买提明30585。青河县阿尔泰山，土生，2 100 m，2009.09，买买提明.苏来曼15095。策勒县，水生，2 450 m，买买提明.苏来曼9500048；2 525 m，买买提明.苏来曼9500005。**河北：**邢台紫金山，水边石生，750 m，2004.4.24，王晓蕊040503。蔚县小五台山，土生，1 691 m，牛玉璐20108063。涿鹿县杨家坪，土生，700 m，李利博20060626；小五台东台，土生，2 600 m，赵建成20060732。**云南：**泸水县高黎贡山，土生，2 681 m，李利博20073056。

7．齿缘真藓 (*Bryum rubens*)

河南：商城县大别山国家级自然保护区西河景区，115°32′2″ E、31°43′25″ N，土生，421 m，2019.7.13，刘永英 19085。**内蒙古：**赤峰市宁城县黑里河国家级自然保护区，小土坡，徐杰 20200717037a。燕山北部乌兰察布市苏木山森林公园，徐杰 20200717071a。

8. 沙氏真藓 (*Bryum sauteri*)

河南：沁阳市神农山黄花岭，112°50′ E、35°12′56″ N，1 080 m，2019.5.18，刘永英19044。修武县云台山，岩面薄土，500 m，2005.5.11，刘永英05411。焦作市峰林峡，土生，700 m，2004.10.11，刘永英2004100434。栾川县龙峪湾，岩面薄土，1 650 m，赵建成970510。**浙江：**丽水市凤阳山庄门口附近，石生，1 287 m，吴玉环2017070505b、2017070506a；龙泉山景区绝壁奇松景点，石生，1 401 m，吴玉环2017070639b。温州市文成县石垟林场猴王谷景区，土生，1 336 m，吴玉环2017070702b。湖州市安吉县老家山，119°15′24.97″ E、30°36′00.71″ N，溪边石壁生，388 m，2021.08.23，麻馨尹&唐苏芬2021082377。**西藏：**距仲巴142 km，82°42′1.19″ E、30°26′14.26″ N，土生，4 775 m，2019.7.18，樊英杰2019P126N3001。**山东：**泰山，岩面薄土，仝治国130。**云南：**福贡县匹河，岩面薄土，1 026 m，曹娜20073341、20073363，赵建成20073477、20073332，李利博20073323、20073424。**广西：**乐业县雅长乡草王山高山草甸， 106°21′13.09″ E、24°43′57.61″ N, 2019.10.13，土生，1 820 m，唐启明&韦玉梅20191013-131； 106°21′19.22″ E、24°43′52.55″ N, 土生，1 832 m，唐启明&韦玉梅20191013-127。

9. 土生真藓 (*Bryum tuberosum*)

河南：商城县金刚台保护区回龙寺样线，土生，2018.6.17，刘永英18064；鲇鱼山水库，2018.6.16，刘永英18071b。焦作市峰林峡，土生，700 m，2004.10.11，刘永英2004100419、2004100421。**新疆：**天山昭苏县夏塔古道，80°49′42″ E、42°28′23″ N，岩面，2 740 m，2017.6.22，买买提明·苏莱曼30274a。**浙江：**安吉县龙王山自然保护区，吴玉环20180718045。温州苍南莒溪，土生，吴玉环2018041229。**广西：**乐业县雅长兰科植物国家级自然保护区逻家田屯，106°21′55.66″ E、24°46′13.42″ N，土生，1 145 m，2019.10.20，唐启明&韦玉梅20191020－475。**云南：**勐腊县小勐仑山下河坝，砂土，50~551 m，张初光&曹同14079。